THESIS
GIESSEN
1913

Rhythmische Entladungen der Nervenzentra.

Mit 2 Tafeln und 7 Textfiguren.

UNIVERSITY LIBRARY
NOV
1913
STANFORD

Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

bei der Philosophischen Fakultät

der Großherzoglich Hessischen Ludwigs-Universität zu Gießen

eingereicht von

Hieronymus Henkel,
geboren in Hilkerode.

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
MEDICAL CENTER
STANFORD, CALIF. 94305

3783
G45H
Unclassed Thesis

Naumburg a. d. S.
G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H.
1913

Rhythmische Entladungen der Nervenzentra.

Mit 2 Tafeln und 7 Textfiguren.

Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

bei der Philosophischen Fakultät

der Großherzoglich Hessischen Ludwigs-Universität
zu Gießen

eingereicht von

Hieronymus Henkel,
geboren in Hilkerode.

Naumburg a. d. S.
G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H.
1913

Genehmigt durch das Prüfungskollegium

am 15. Februar 1913.

Referent: Dr. Spengel.

Veröffentlicht in der „Zeitschrift für allgem. Physiologie“,
Bd. XV, Heft 1, S. 1—22.

Meinen lieben Eltern

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40154009_0031

Eine Reihe von Vorgängen im Gebiete des Zentralnervensystems sind rhythmischer Natur. Es sei erinnert an die Atmung, an die Lokomotionsbewegungen, wie Laufen, Schwimmen, Fliegen. Aus neuester Zeit sei weiterhin der Kratzreflex des Rückenmarkshundes genannt, den SHERRINGTON[1]) so eingehend untersuchte, ferner die Entladung elektrischer Fische, die GOTCH und BURCH,[2]) dann weiterhin GARTEN[3]) und KOIKE[4]) untersuchten. Bei allen diesen Mechanismen tritt die Rhythmik ohne weiteres äußerlich in die Erscheinung.

Letzteres ist jedoch nicht der Fall, wenn wir z. B. eine einzelne Kontraktion des Zwerchfelles oder eine Willkürkontraktion

---

[1]) CH. S. SHERRINGTON, The integrative action of the nervous system. London 1906. — Observations on the scratch-reflex in the spinal dog. Journal of Physiology, Vol. 34, 1906.

[2]) GOTCH and BURCH, The electromotive properties of Malapterurus electricus. Philosophical Transaction of the Roy. soc. of London 1895, Vol. 187, p. 347.

[3]) S. GARTEN, Über einen Fall von periodischer Tätigkeit der Ganglienzelle. Nach Versuchen an Malapterurus electricus. Zeitschr. für Biologie, Bd. 54, S. 399, 1910.

[4]) J. KOIKE, Über die Schlagfolge des elektrischen Organes des Zitterwelses. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 54, S. 431, 1910.

des menschlichen oder tierischen Muskels beobachten. Die Kontraktion erscheint äußerlich einfach und kontinuierlich, erweist sich aber, wenn man mit dem Kapillarelektrometer oder dem Saitengalvanometer die Aktionsströme des betreffenden Muskels oder auch Nerven untersucht, als durchaus diskontinuierlich, als rhythmisch. So findet DITTLER[1]) beim Zwerchfell 60 Aktionsströme, PIPER[2]) an den menschlichen Unterarmmuskeln etwa 50, GARTEN[3]) und BUCHANAN[4]) etwa 100, FOA[5]) an der Kröte etwa 20 in einer Sekunde.

Bei allen diesen Erscheinungen spielt möglicherweise der fortdauernde Verkehr des Zentrums mit dem Erfolgsorgan oder überhaupt der Peripherie infolge Wiederreizung eine Rolle. Erregungen, die durch die Spannung der Lungen bei Einatmung eintreten und zum Zentrum eilen, lösen die Phase der Ausatmung aus und umgekehrt. So bleibt auch der rhythmische Kratzreflex des Hundes, dem man das Rückenmark durchschnitten hat, aus, wenn man außerdem noch die sensiblen Wurzeln durchtrennt, wie MAGNUS[6]) gezeigt hat. Wie fein Wiederreizung überhaupt die Bewegungen zu lenken und zu leiten vermag, sehen wir an der sogenannten Umkehr der Bewegungen oder am Schwanzreflex der Katze, der je nach der gerade innegehabten Stellung des Schwanzes verschieden ausfällt, was ebenfalls MAGNUS[7]) zeigte. Auch der soge-

[1]) R. DITTLER, Über die Innervation des Zwerchfelles als Beispiel einer tonischen Innervation. Arch. f. Physiol., Bd. 130, 1909.

[2]) H. PIPER, Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Springer, Berlin 1912. — Über die Rhythmik der Innervationsimpulse bei willkürlichen Muskelkontraktionen und über verschiedene Arten der künstlichen Tetanisierung menschlicher Muskeln. Zeitschr. f. Biol., Bd. 53, 1910.

[3]) S. GARTEN, Über die zeitliche Folge der Aktionsströme im menschlichen Muskel bei willkürlicher Innervation und bei Erregung des Nerven durch den konstanten Strom. Zeitschr. f. Biol., Bd. 55, N. Folge 37, 1911. — Zusatz zu der Arbeit „Über die zeitliche Folge usw." Ebenda.

[4]) F. BUCHANAN, The electrical response of muscle to voluntary reflex and artificial stimulation. Quarterly Journal of experimental Physiology, Vol. I, No. 3, 1908.

[5]) CARLO FOÀ, Ricerche sul ritmo degli impulsi motori che partono dai centri nervosi. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 13, 1912. — Betreffend weitere Literatur sowie weitere Rhythmenbildung in organischen und anorganischen Gebieten siehe FR. W. FRÖHLICH, Über die rhythmische Natur der Lebensvorgänge. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 13, 1912, Sammelreferat.

[6]) R. MAGNUS, Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem, III. IV. PFLÜGER's Archiv, Bd. 134, 1910.

[7]) R. MAGNUS, Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem, I, II. Arch. f. Physiol., Bd. 130, 1909.

nannte Brondgeest'sche Tonus der Skelettmuskeln[1]) wird im wesentlichen durch fortwährende Reize von der Peripherie her aufrecht erhalten, da er nach Durchschneidung der sensiblen Wurzeln verschwindet.

Bei den genannten Rhythmen kann aber infolge Wiederreizung eine rhythmische Erregung, mindestens eine solche von längerer Dauer vorliegen, und daß auf rhythmischen oder dauernden Reiz eine rhythmische Reizbeantwortung erfolgt, ist für die verschiedensten lebendigen Substanzen beschrieben bei mechanischer oder chemischer oder elektrischer Reizung durch induzierten oder konstanten Strom. Auch der kurzdauernde mechanische Reiz löst sich trotz seiner relativen Kürze oft leicht in eine sukzessive Vielheit auf, was z. B. bei Koike's [2]) Versuchen in die Erscheinung tritt. Es kann sich also bei den erwähnten Beispielen leicht um Rhythmen, die durch rhythmische Reizung veranlaßt sind, um sogenannte aufgezwungene Rhythmen handeln. Einen strengen Einzelreiz von größtmöglicher Kürze bietet der Öffnungsinduktionsschlag.

Bei den tetanischen Entladungen der Rückenmarkszentra des Strychninfrosches sollte es sich gleichfalls um einen aufgezwungenen Rhythmus handeln. Baglioni[3]) hatte die Ansicht vertreten, daß der Strychnintetanus völlig reflektorischen Ursprunges sei und in seiner Form und Dauer durch fortwährende Wiederreizung von den kontrahierten Muskeln und überhaupt der Peripherie her aufrecht erhalten werde. Einen Beweis für diese seine Anschauung sah er darin, daß bei Ausschluß jeder Wiederreizung infolge Kuraresierung des Tieres oder Durchschneidung der hinteren Wurzeln die typischen Strychnintetani unterblieben. Immerhin erwähnt er, daß er ganz kurze Tetani von weniger als 1″ Länge erhielt, deren Dauer er mit der Dauer der Reizung, das war Betupfung des Rückenmarkes, übereinstimmend fand. Demgegenüber nahmen Burdon Sanderson und Miss Buchanan[4]) den Strychnintetanus als unabhängig von jeder Wiederreizung in Anspruch.

---

[1]) Fr. W. Fröhlich, Beiträge zur Analyse der Reflexfunktion des Rückenmarkes mit besonderer Berücksichtigung von Tonus, Bahnung und Hemmung. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 9, 1909.

[2]) J. Koike, siehe oben.

[3]) S. Baglioni, Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarkes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900, S. 193, Supplm.

[4]) Burdon Sanderson und Florence Buchanan, Zentralblatt für Physiologie, 13. Sept. 1902, Heft 12. — Dieselben, Journ. of Physiol. XVII. Proc. Physiol. Soc., July 1902.

Aber BAGLIONI[1]) vermochte demgegenüber seine Ansicht aufrecht zu erhalten, da die vorgenannten Autoren die Impulse vom Gehirn her nicht ausgeschaltet hatten, diese aber sehr wohl imstande sind, den Tetanus wesentlich zu verlängern. Gleichzeitig gibt jedoch BAGLIONI auf Grund neuer Experimente zu, daß auch bei Reizung der Haut mittels eines einzigen Induktionsschlages ganz kurze Tetani zum Vorschein kämen. Er schreibt: „Diese sehr kurzen Tetani gewinnen aber niemals den Charakter eines gewöhnlichen langdauernden Tetanus. Sie erscheinen stets kurz und momentan."

Es war daher wichtig für die Kenntnis der Eigenschaften der Zentra, die Frage zu untersuchen, ob auch auf einen momentanen Einzelreiz die Zentra mit einer rhythmischen Entladung zu antworten vermögen, wenn jede Möglichkeit einer Wiederreizung sorgfältig ausgeschaltet ist. Auf Anregung von Herrn Prof. VERWORN führte ich diesbezügliche Versuche im Winter 1909/10 aus. Nachdem ich bei Ausschluß jeder Wiederreizung am Strychninfrosch, wie weiter unten ausgeführt wird, Tetani von beträchtlicher Länge erhalten hatte, war damit erwiesen, daß die im Zustande hochgradiger Erregbarkeitssteigerung befindliche Ganglienzelle fähig ist, sich rhythmisch zu entladen, und es war weiterhin interessant, Art und Abänderung dieses Rhythmus infolge verschiedener Bedingungen, vornehmlich Ermüdung und Erholung zu verfolgen. Leider war ich gezwungen, meine Arbeit zu unterbrechen, um sie erst im Winter 1912 wieder aufnehmen zu können. Doch hat sich bereits VÉSZI[2]) Januar 1911 und VERWORN[3]) auf meine Arbeit bezogen. Inzwischen hat auch BUCHANAN[4]) Tetani bei Ausschluß der Wiederreizung festgestellt, doch ihre Form unter dem Einfluß von Ermüdung und anderweitigen Bedingungen nicht untersucht.

---

[1]) S. BAGLIONI, Zur Genese der reflektorischen Tetani. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 2, 1903.

[2]) JULIUS VÉSZI, Zur Frage des „Alles- oder Nichts-Gesetzes" beim Strychninfrosch. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 12, S. 360, 1911.

[3]) MAX VERWORN, Die zellularphysiologischen Grundlagen des Abstraktionsprozesses. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 14, S. 284, 1913. — Derselbe, in einem Vortrag in der physiologischen Sektion der British Association zu Dundee am 6. Sept. 1912.

[4]) F. BUCHANAN, The relation of the electrical to the mechanical reflex response in the frog; with a suggestion as to the significance of LOVÉN's action current rhythm in strychnine preparations. Quarterly Journal of Experimental Physiology, Vol. V, No. 2, p. 91.

2. Methodik.

Zu den Versuchen wurden ausschließlich männliche Grasfrösche (R. temporaria) benutzt. Die Tiere wurden einem Ranarium entnommen, dessen Temperatur zwischen 7,5° C und 9,5° C schwankte, und meist unmittelbar nach ihrer Entnahme in einem Zimmer, dessen Temperatur sich zwischen 16° C und 19° C bewegte, den Versuchen unterworfen. Es wurde den Tieren zunächst die Arteria iliaca unterbunden und darauf der ganze Oberschenkel samt Knochen durchschnitten, aber mit Ausschluß des Ischiadicusnerven, so daß der weiterhin zwecks Registrierung frei präparierte Musculus gastrocnemius mit dem Froschkörper nur noch durch seinen zugehörigen Nerven in Verbindung stand. Darauf wurden dem Tiere 3—4 ccm Kurarelösung 1 : 100 in Ringerlösung in Rücken- und Seitenlymphsack injiziert und völlige Bewegungslosigkeit abgewartet, die nach 20 bis 60 Minuten eintrat. Da die Zehenspitzen bei der gewöhnlichen Art der Fixierung des Tieres mittels Nadeln infolge der durch das Einstecken der Nadel herbeigeführten Zirkulationsstörung schwer zu kuraresieren sind und bei den vorstehenden Versuchen es sich gerade um Ausschaltung jeder möglichen Wiederreizung handelte, wurde das Tier zunächst mit Schlingen befestigt, die bei beginnender Kurarewirkung abgenommen wurden. Ich überzeugte mich stets durch Kneifen der Daumenschwielen — der empfindlichsten Stelle des Tieres — von der Kurarewirkung. Darauf wurde der Rückenmarkskanal vom Schädel her in vorsichtiger Weise eröffnet und die Dura, die besonders in den unteren Partien stark mit Kalk imprägniert ist, entfernt. Als Indikator für ein gutes Gelingen der Operation kann die Prüfung der Sensibilität und Motilität des ausgesparten Beines dienen. Darauf wurden die 7., 8., 9. und 10. hintere Wurzel der Seite des ausgesparten Beines — in meinen Versuchen stets das linke — durchschnitten. Nur diese Wurzeln versorgen die Hinterextremität. Nachdem dann die 9. resp. 8. hintere Wurzel zwecks Reizung mit einem Faden umschlungen war, wurde das Rückenmark dicht vor der zweiten Wurzel durchschnitten, so daß es gegen die Medulla klaffte und somit jede Erregung von der Medulla und den höheren Hirnzentren her unmöglich war. Darauf wurde schnell der Gastrocnemius freipräpariert, und das ganze Tier zwecks Vornahme der Versuche aufgestellt.

Ich habe anfangs eine andere Methode befolgt. Ich öffnete den unversehrten Fröschen den Rückenmarkskanal und durchschnitt

die 7., 8., 9. 10. hintere Rückenmarkswurzel, nähte die Rückenhaut wieder zusammen und überließ die Frösche sich selbst. Erst nach 4 Wochen nahm ich an den Tieren meine Versuche vor, kuraresierte, durchtrennte das Rückenmark und reizte den anderseitigen Ischiadicus. Abgesehen davon, daß eine ganze Anzahl Tiere infolge der Operation zugrunde geht, sind die erhaltenen Zuckungen infolge eintretender Rückenmarksatrophie auch schwächer, wiewohl sich prinzipiell dasselbe Resultat wie bei obiger Methode ergibt. Die Reizung von einer anderen Stelle, nämlich vom anderseitigen Ischiadicus aus, beeinflußt das Resultat beim Strychninfrosch nicht, weil seine Reflexerregbarkeit aufs höchste gesteigert ist.

Der Körper des Frosches lag auf einer Korkplatte, die, mit einem schweren Gewicht belastet, auf einem schweren eisernen Universalstativ angebracht war. Ganz von ihm getrennt, auf einem anderen Universalstativ, war der Gastrocnemius montiert, so daß zwischen ihm und dem Froschkörper sich ein klaffender Spalt befand, den nur der Nerv überbrückte. Der Tisch mit diesen beiden Universalstativen war außerdem von dem Tische, auf dem sich die übrigen Apparate befanden, völlig getrennt, und in die Wand eingebaut, so daß also eine Wiederreizung infolge einer möglichen Erschütterung von seiten der Apparate oder des registrierenden Muskels ausgeschlossen war.

Um übrigens auch den leisesten Zweifel einer Wiederreizung niederzuschlagen, habe ich bei einigen Versuchen die Kautelen kumuliert. Ich habe das Tier zuerst kuraresiert, dann die 7., 8., 9. 10. hintere Wurzel beiderseits durchschnitten, das Rückenmark dicht vor der 7. Wurzel durchtrennt und das ganze Vordertier entfernt, darauf noch die Haut des Resttieres abgezogen und das ganze andere, rechte Bein abgeschnitten. Ich hatte also nur noch einen kleinen Teil des Rückenmarkes in seiner Wirbelrinne vor mir. Auch an solchen Präparaten erhielt ich — das sei schon vorweg genommen — auf Einzelinduktionsschlag über 6 Sekunden lange Tetani.

Zur Reizung dienten zwei hintereinandergeschaltete Trockenelemente (Marke Lessing), deren Potentialdifferenz einzeln etwa 1,5 Volt beträgt. Sie speisten den primären Kreis des DUBOIS-REYMOND'schen Schlitteninduktoriums, in den zwecks Reizschreibung ein DEPREZ'sches Reizsignal eingeschaltet war. Der Abstand der sekundären Rolle betrug 500—450 mm, die Stromschleifengrenze stellte ich in einigen Versuchen bei 130 mm durch Unterbindung der Wurzel mit einem Faden fest. Im sekundären Kreis befanden sich die zur Reizung benutzten Platinelektroden. Es wurden nur

Öffnungsschläge, durch einen Quecksilberschlüssel hervorgerufen, benutzt. Um auch einen etwaigen Zweifel in die Einzahl des Reizes bei Öffnungsschlag zu begegnen, habe ich auch eine Reizung mittels Magnetinduktors vorgenommen, was kein abweichendes Resultat ergab.

Bei den Ermüdungsversuchen, bei denen auch die 8. Wurzel gereizt wurde, benutzte ich ein zweites Induktorium, das senkrecht zu dem ersten angebracht war, um etwaige Induktionen im anderen Stromkreise zu vermeiden.

Der Muskel griff mittels Haken an einem rechtwinkligen Blechstück an, das an einer zu ihm senkrechten Achse drehbar war. Etwa 1 cm von dieser Achse griff die Belastung von 20 g an. Schleuderung war unmöglich.

Nachdem der Frosch völlig aufmontiert war, wurde das Rückenmark mit Strychninlösung 1 : 1000 in Ringerlösung betropft, eine direkte Betröpfelung natürlich vermieden. Die Wirkung des Strychnins trat nach 5—30 Minuten ein.

3. Die rhythmische Entladung.

Wie aus den beigefügten zahlreichen Figuren, Textfig. 2, 3, 4, 5, 6, Tafel I, Tafel II. Fig. 8, Fig. 11, hervorgeht, ist der Impuls der Ganglienzelle auf Einzelreiz bei hoher Erregbarkeitssteigerung und jeglichem Ausschluß von Wiederreizung rhythmisch. Die Ganglienzelle verfügt also über einen autonomen Rhythmus von längerer Dauer, ohne der fortwährenden Zufuhr von Reizen zu bedürfen. Die Dauer der Entladung ist offenbar von der Masse der entladungsfähigen Substanz, resp. deren Ersetzung sowie von der Ansammlung der lähmend wirkenden Zersetzungsstoffe resp. deren Beseitigung abhängig. So schwankten die Zeiten stark entsprechend der mehr oder weniger großen Schädigung des Tieres infolge der Operation. Wenn ich mich auch von der relativen Unversehrtheit des Rückenmarkes überzeugte, indem ich die Reflexerregbarkeit des ausgesparten Muskels prüfte, so ist doch durch Kuraresierung und Aufbrechen des Rückenmarkskanals sowie durch die damit unterbrochene Zirkulation die Lebensfähigkeit der Ganglienzelle erheblich herabgesetzt. So müssen wir für das unversehrte Tier die Entladungsdauer vielleicht nicht unerheblich länger annehmen. Auch große individuelle Schwankungen bestehen offenbar, wie auch aus den weiter unten zu erwähnenden Tetanis normaler Strychninfrösche

hervorgeht. Die Durchschnittsdauer bei meinen Versuchen betrug etwa 7", (Tafel I Fig. 1), doch habe ich häufig Tetani von 13". (Tafel II Fig. 8), desgleichen einige von 17", sogar einen von 25" und noch länger (Tafel II Fig. 13) beobachten können. Es scheint mir, daß BAGLIONI, der höchstens Tetani von 1" Dauer erhalten hat, seine Beobachtungen an den so sehr hinfälligen Sommerfröschen gemacht hat.

Entsprechend der Dauer ist die Anzahl der Stöße des einzelnen Impulses verschieden. Da die Tetani sich meist in unregelmäßiger Form ergeben (siehe Fig. 8 Tafel II), ist die Anzahl der Stöße nicht ohne weiteres festzustellen. Andererseits erhält man jedoch auch häufig sehr regelmäßige Tetani, an denen jede einzelne Welle deutlich in Erscheinung tritt, wie aus Tafel I und Tafel II Fig. 11 und Textfig. 3, 4, 5 und 6 deutlich hervorgeht. Die Zahl der Stöße pro Sekunde schwankt in unseren Kurven zwischen 7 und 10 (siehe Tafel I, Fig. 1). Einem Tetanus von 7" würde also eine Stoßzahl von 56 entsprechen bei 8 Stößen pro 1". Für Tetani von solcher Dauer kann aber offenbar die Erklärung nicht zutreffen, die BAGLIONI für seine kurzen Tetani gibt, daß sie nämlich einer ungleichzeitigen „pelotonmäßigen" (v. BRÜCKE) Innervation der einzelnen Muskelfasern ihre Entstehung verdanken, da die zugehörigen Ganglienzellen in verschiedener Entfernung voneinander im Rückenmark liegen. Dafür ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven sowohl wie im Rückenmark denn doch zu groß.

Eine Erscheinung, die auf allen Kurven auftritt, ist die dauernd anwachsende Zeit zwischen den einzelnen Wellen, wie aus Taf. I Fig. 1, 4 u. 7 aufs deutlichste zu ersehen ist. Diese Erscheinung läßt sich auch an den unregelmäßig einsetzenden Tetanis beobachten, indem sie diesen nämlich gegen das Ende hin ein regelmäßiges Aussehen verleiht und wegen allmählichen Fortfalls der Muskelsummation infolge der Verlängerung der Zeit bis zur nächsten Welle die Kurve zu kontinuierlich sich entwickelnder Höhenabnahme bringt (Tafel II Fig. 8). Auch aus VÉSZIS [1]) Kurven geht die stetig verlangsamte Folge der Wellen hervor, wie auch v. KRIES [2]) und

[1]) M. VERWORN, Die zellularphysiologischen Grundlagen des Abstraktionsprozesses. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 14, S. 360, 1913. Siehe auch meine ebenda veröffentlichte Kurve.

[2]) v. KRIES, Über die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlichen Verlaufe der zur Reizung dienenden Elektrizitätsbewegungen. Arch. f. Physiol., S. 337, 1884.

Hoffmann [1]) ein gleiches für den strychninvergifteten Frosch angeben. Auch Garten [2]) macht auf eine derartige Erscheinung bei der Entladung des Zitterwelses aufmerksam. So beträgt bei meinen Versuchen der Abstand zweier Wellen am Anfang der Entladung ^{1} s"—$^1/_{10}$", der Abstand der beiden letzten Wellen $^1/_3$"—$^1/_2$", wie aus Tafel I Fig. 1, oder sogar 1", wie aus Tafel I Fig. 7 zu ersehen ist. Diese Entwicklung einer immer größeren Dauer zwischen den einzelnen Wellen erfolgt regelmäßig, wie aus Tafel I Figur 1 geradezu in idealer Weise hervorgeht, aber doch in Form einer logarithmischen Kurve, wie uns Textfig. 1 zeigt, welche von Tafel I Fig. 1 gewonnen ist, indem in Abständen von 2 mm längs der Abszissenachse die verdoppelten Distanzen von Wellenberg zu Wellenberg als Ordinaten aufgetragen wurden.

Fig. 1. Die Kurve wurde von Taf. I Fig. 1 gewonnen, indem alle 2 mm längs der Abzsissenachse die verdoppelten Abstände der Einzelwellen, von Wellenberg zu Wellenberg gemessen, als Ordinaten aufgetragen wurden. Regelmäßige logarithmische Verlängerung der Dauer zwischen den Einzelwellen.

Eine andere häufig zu beobachtende Erscheinung ist die Bildung der „Nase", wie sie auch von Baglioni für den Strychnintetanus des normalen Frosches beschrieben ist. Solche Kurven mit „Nasen" zeigen uns am Anfang eine Welle (Tafel I Fig. 6, Textfig. 3, 5), oder auch mitunter zwei oder drei (Tafel II Fig. 11), darauf folgt eine relativ größere Pause, und dann folgen erst die Wellen in ihrer Gesamtheit. Während dieser eingeschalteten Pause sinkt die

[1]) P. Hoffmann, Über die Innervation der reflektorisch ausgelösten Kontraktionen beim normalen und strychninvergifteten Frosch. Arch. f. Physiol., S. 241, 1910, Suppl.

[2]) Siehe oben.

Kurve mehr oder weniger ab und gewinnt die frühere Höhe erst durch Summation wieder (Tafel I Fig. 6). Die „Nase" selber besitzt also dieselbe Höhe wie der nachfolgende Tetanus, ist aber bedeutend höher als eine maximale Einzelzuckung, was auch ein Vergleich mit einer indirekten Einzelzuckung ergibt. Die Erscheinung der „Nase" verleiht also der vorhin erwähnten logarithmischen Kurve (Textfig. 1) eine am Anfang gelegene Singularität. BAGLIONI [1]) hält die „Nase" in Anbetracht seiner Erklärung, daß der Strychnintetanus auf Wiederreizung beruht, als allein durch den primären Reiz veranlaßt; die übrigen Wellen kommen nach ihm dann infolge sekundärer Wiederreizung von den Gelenken und Muskeln her zustande. Auch mir scheint nach meinen Versuchen kein Zweifel, daß diese „Nase" in direktester Weise durch den primären Reiz veranlaßt wird, worauf die Ganglienzelle eine gewisse Zeit gebraucht, um die folgenden autonomen und nicht durch Wiederreizung hervorgerufenen Entladungen in Gang zu setzen. Solche Fälle, in denen

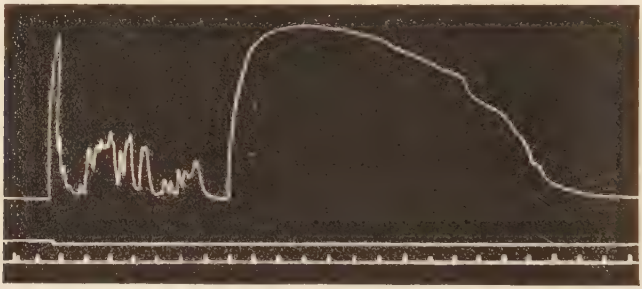


Fig. 2. Zeit in Sekunden. Nach unregelmäßig gezacktem Tetanus plötzliches „buckelartiges" Ansteigen der Kurve. Reizung der 9. hinteren, linksseitigen Wurzel. Etwas verkleinert. (5 : 4.).

die Zeit zwischen „Nasenbildung" und eigentlichem Tetanusablauf sehr groß ist (Tafel II Fig. 11), mitunter über 2", scheinen auf eine erst in der Entwicklung begriffene Strychninwirkung hinzuweisen. Eine andere Erscheinung, die mit der Nasenbildung äußerlich vergleichbar erscheint, aber wohl doch im Wesen verschieden sein dürfte, zeigt uns Textfig. 2. Der unregelmäßig gezackte Tetanus scheint schon seinem Ende zuzugehen, da erhebt sich die Kurve wieder auf die höchste Höhe, ohne jetzt Zacken erkennen zu lassen. Dergleichen Tetani habe ich mehrere, wenn auch selten, beobachtet.

[1]) S. BAGLIONI, Physiol. Diff. usw. siehe oben.

4. Ermüdung und Erholung.

Durch wiederholte Reizung ermüdet die Ganglienzelle und zwar, wie auch aus meinen Kurven hervorgeht, um so schneller, in je kürzeren Abständen die Reize aufeinanderfolgen. Die Ermüdung zeigt sich in abnehmender Dauer des Impulses und entsprechender Verringerung der Wellenzahl, bis schließlich nur eine einzige Zuckung erscheint. Diese erscheint, wenn nicht das Präparat schon einmal ermüdet worden ist, noch nach lange fortgesetzter Reizung und zwar in gleicher Höhe wie der unermüdete Tetanus, bis sie plötzlich ganz ausbleibt (siehe Tafel I Figur 5) oder doch in wenigen, etwa 3—4 Zuckungen rapide an Höhe abnimmt und dann vollständig verschwindet. Die Ganglienzelle ist jetzt absolut refraktär. Bei unmittelbar an den vorhergehenden Impuls sich anschließender Reizung zeigen sich dieselben Erscheinungen. Es ist also nach Ablauf eines Impulses kein absolutes Refraktärstadium zu konstatieren. Eine andere Ermüdungserscheinung, die auf allen Kurven auf das deutlichste hervortritt, besteht darin, daß die Abstände zwischen den einzelnen Wellen eines Impulses bei jedem folgenden Impuls gegenüber dem voraufgehenden größer sind und zwar schon von der ersten Welle ab (siehe Taf. I Fig. 1—4). Diese Erscheinung ist nicht zu verwechseln mit der im vorigen Abschnitt erwähnten Erscheinung, nach der die Wellen auch beim einzelnen, also auch nicht ermüdeten Impuls in immer größeren zeitlichen Abständen aufeinander folgen, wiewohl beide Erscheinungen auf Ermüdung beruhen. Es wird also bei einer Ermüdungsserie gleichsam jedesmal nur ein kleineres oder größeres Stück des letzten Teiles des voraufgegangenen Impulses wiederholt. Zeigt das Tier anfangs einen Rhythmus von 8—10 Wellen pro Sekunde, so sinkt dieser Rhythmus bei Ermüdung auf 4—5 Wellen pro Sekunde, also auf ungefähr die Hälfte. Diese Tatsache veranlaßt, daß auch die unregelmäßig erscheinenden Tetani, analog wie die Wellen innerhalb des einzelnen Tetanus, bei Ermüdung ein äußerlich regelmäßigeres Aussehen gewinnen, so daß dann die einzelnen Wellen leichter zu zählen sind. Auch Piper[1]) findet bei Ermüdung den Rhythmus der menschlichen Unterarmmuskeln auf etwa die Hälfte

[1]) Siehe oben.

herabgesetzt, während dagegen KOIKE[1]) am Zitterwels keine merkliche Verlangsamung des Rhythmus bei Ermüdung festzustellen vermag. Wie BUCHANAN[1]) gezeigt hat und ich bestätigen kann, tritt bei Abkühlung des Rückenmarkes ebenfalls Verlangsamung des Rhythmus ein. Beide Erscheinungen beruhen also offenbar auf Lähmung des Stoffwechsels. Meine obigen Angaben über die Wellenzahl sind also relativ zur Temperatur zu nehmen. Inwieweit die ganze Dauer der Entladung durch die Temperatur variiert

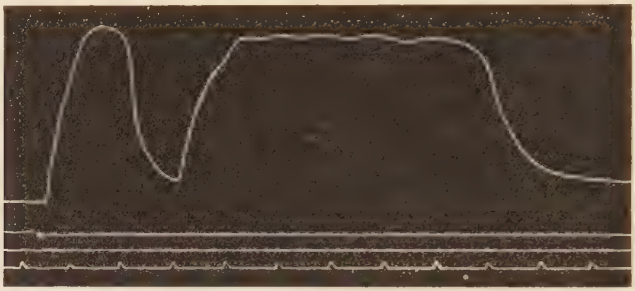


Fig. 3. Zeit in $^1/_5$ Sekunden. Reizung der 8. hinteren, linken Wurzel. Dasselbe Tier wie in Textfig. 4, 5, 6. Erscheinung der „Nase". Etwas verkleinert. (5 : 4.)

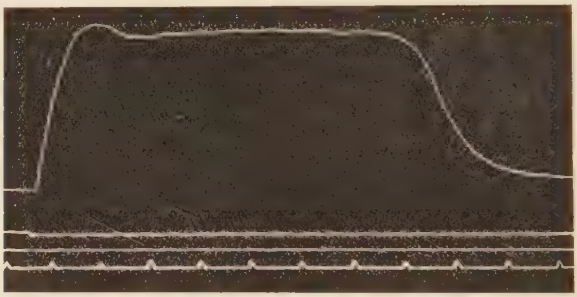


Fig. 4. Folgt unmittelbar auf Textfig. 3. Verschwinden der „Nase" bei Ermüdung, aber noch angedeutet. Etwas verkleinert. (5 : 4.)

werden kann, hoffe ich in einer weiteren Versuchsreihe demnächst festzustellen.

Eine weitere Ermüdungserscheinung scheint das Verschwinden der „Nase" zu sein, was jedenfalls aus einigen Kurven, auf denen die Strychninwirkung außerdem auf voller Höhe ist, deutlich

[1]) F. BUCHANAN, Electrical response of muscle to voluntary reflex and artificial stimulation. Quarterly Journal of exper. Physiol., Vol. 1, No. 3, 1908.

ersichtlich ist. Bei Erholung zeigt sich alsdann wieder die „Nase“ (Textfig. 3, 4, 5, 6). Das Umgekehrte, daß erst im Laufe der Ermüdung die Nasenbildung erfolgt, habe ich nie beobachtet. Ein Gleiches fand ich am Tetanus des normalen Strychninfrosches. Die Nasenbildung schließt aber gleichzeitig die merkwürdige Erscheinung in sich, daß die zweite Welle bei Ermüdung früher, dagegen bei Erholung später erscheint (Fig. 5 u. 6). Die letzten Impulse einer Ermüdungsreihe, die kurz vor der Einzel-

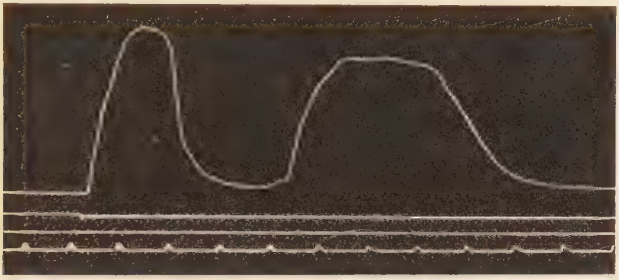


Fig. 5. Folgt auf Textfig. 4 nach einer Erholung von ca. 50 Sekunden. Wiederauftreten der „Nase“ bei Erholung. Etwas verkleinert. (5 : 4.)

Fig. 6. Folgt unmittelbar auf Textfig. 5. Abermaliges, vollständiges Verschwinden der „Nase“ bei Ermüdung. Etwas verkleinert. (5 : 4.)

zuckung erfolgen, könnten äußerlich an eine „Nasenbildung“ erinnern (Textfig. 7), indem nämlich die erste Welle, die die spätere Einzelzuckung ist, bedeutend höher als die wenigen folgenden ist. Sie unterscheidet sich jedoch von der charakteristischen Nasenbildung dadurch, daß diese bei Ermüdung verschwindet und, daß nach der Nase eine größere Pause eintritt (Textfig. 3, 5, Tafel I Fig. 6), worauf die folgenden Wellen in kürzeren Zeitabständen folgen. Ferner steigt bei dieser die Kurve wieder auf die größte Höhe, nachdem sie nach

der Nase oft völlig bis auf die Abszissenachse abgesunken ist. Alle diese Momente treten bei Textfig. 7 nicht in die Erscheinung.

Da bei Ermüdung von einer hinteren Wurzel z. B. der 9. sich eine andere z. B. die 8. nicht oder doch wenig ermüdet erweist, wie aus Fig. 5 Tafel I hervorgeht, so kann der Sitz der Ermüdung weder im Muskel, noch in den Nervenendapparaten, noch im Nerven, noch auch in den motorischen Ganglienzellen der Vorderhörner gelegen sein, sondern er muß in den zu den betreffenden Wurzeln gehörigen sensiblen Hinterhornzellen oder Schaltzellen lokalisiert sein, in denen nach VERWORN[1]), BAGLIONI[2]), TIEDEMANN[3]), VÉSZI[4]) auch der Angriffspunkt der Strychninwirkung liegt. Ob nun der Sitz des vorstehenden Rhythmus selber auch in den entsprechenden Hinterhornzellen liegt oder in den motorischen Vorderhornzellen oder auch in beiden zusammen, darf wohl durch meine Versuche nicht als festgestellt gelten.

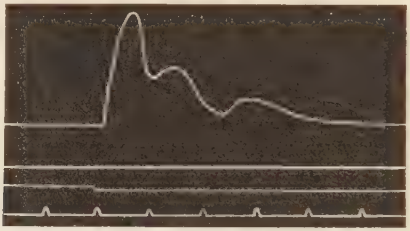


Fig. 7. Zeit in $^1/_5$ Sekunden. Eine der letzten Zuckungen einer Ermüdungsreihe kurz bevor nur mehr Einzelzuckungen erfolgten von einem Präparate, das sonst keine „Nasenbildung" zeigte. Etwas verkleinert.

Für die Erklärung des gewöhnlichen unregelmäßigen Aussehens der Impulse könnte man versucht sein, das Moment, daß die Ganglienzellen in verschiedenen Rückenmarksniveaus zerstreut liegen, welches BAGLIONI überhaupt für die Erklärung der Existenz eines Tetanus geltend machte, anzuführen, so daß also die einzelnen Muskelfibrillen nicht gleichzeitig innerviert würden. Dann ließen sich aber regelmäßige Tetani schwer erklären. Oder man könnte auch, bei

[1]) M. VERWORN, Zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Strychnins. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900.

[2]) S. BAGLIONI, Physiologische Differenzierung usw. siehe oben.

[3]) M. TIEDEMANN, Untersuchungen über das absolute Refraktärstadium und die Hemmungsvorgänge im Rückenmark des Strychninfrosches. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 10, 1910.

[4]) J. VÉSZI, Der einfachste Reflexbogen im Rückenmark. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 11, 1910.

gleichzeitiger Einwirkung des eben genannten Momentes, ähnlich wie Piper [1]) für die Unregelmäßigkeit der Aktionsströme der menschlichen Muskeln geltend macht, das unregelmäßige Aussehen der Tetani auf die zerstreute Anordnung der motorischen nervösen Endapparate im Muskel setzen, wodurch ebenfalls ungleichzeitige Innervation der einzelnen Fibrillen erfolgt. Bei regelmäßigen Tetanis hätten wir dann eine zufällig gleichmäßige Anordnung der Endapparate auf einer zur Längsrichtung des Muskels senkrechten Ebene anzunehmen. Aber abgesehen davon, daß diese Annahme an sich ziemlich gezwungen erscheint, würde sie auch die Tatsache nicht erklären, daß unregelmäßige Tetani mit zunehmender Ermüdung regelmäßig werden. Das Regelmäßigwerden der Impulse bei einer Ermüdungsserie oder auch innerhalb des einzelnen Impulses gegen Ende hin scheint mir vielmehr auf dem zunehmenden Wegfall von Ganglienzellen benachbarter Rückenmarksniveaus zu beruhen. Im übrigen besteht, wie Buchanan [2]) zeigte, neben dem obigen noch ein schnellerer Rhythmus mit kleineren Wellen, welcher also dem großen Rhythmus aufgesetzt erscheint. Dieser kleinere Rhythmus gehört jedoch nicht dem Muskel an, wie Buchanan [3]) meinte, sondern, da er sich nach Vészis Kurven auch am Nervenaktionsstrom zeigt, ist er zentraler Natur. Dieser kleinere Rhythmus könnte ebenfalls zur Erklärung der Unregelmäßigkeit der gewöhnlichen Tetani herangezogen werden. Aber die Regelmäßigkeit dieses kleineren Rhythmus macht diese Annahme ebenfalls unwahrscheinlich, wie man auch aus demselben Grunde den Ursprung dieses Rhythmus nicht der zerstreuten Lage der Ganglienzellen im Rückenmark zuschreiben kann, sondern vielmehr seinen Sitz in der einzelnen sensiblen oder motorischen Ganglienzelle suchen muß. Dieser kleinere Rhythmus scheint mir aber zu bedingen, daß durch Summation sowohl die „Nase", wie auch die Einzelzuckung bei Ermüdung von größerer Höhe ist, als eine indirekt oder reflektorisch hervorgerufene maximale Einzelzuckung.

Nach einer gewissen Zeit, bei meinen Versuchen etwa 50", erholt sich die Ganglienzelle wieder ad integrum, womit gesagt sein soll, daß wir wiederum Tetani von gleicher Dauer, Wellenzahl und gleichem Aussehen wie vor der Ermüdung erhalten, wie aus Tafel I

[1]) Piper, Elektrophysiologie menschlicher Muskeln usw. s. oben.

[2]) Buchanan, The electrical response of muscle in different kinds of persistent contraction. Journal of Physiology, Vol. 27, p. 95, 1901.

[3]) Buchanan, Electrical response etc. Quarterly Journal of Physiology Vol. 1, No. 3, 1908.

Fig. 4 und Textfigur 3, 4, 5 hervorgeht. Eine völlige Restitutio ad integrum wird natürlich wegen mangelnder Zirkulation in unserem Falle nicht erfolgt sein.

5. Wiederreizung.

Wenn auch durch Vorstehendes nachgewiesen ist, daß die Ganglienzelle sich tetanisch entladet, ohne durch Wiederreizung dazu veranlaßt zu werden, so scheint mir die völlige Leugnung der Wiederreizung beim Zustandekommen der Tetani des gewöhnlichen Strychninfrosches von seiten BUCHANAN's[1]) doch zu weit zu gehen. Unter dem Einfluß der Wiederreizung gewinnen die Tetani ein vollkommen unregelmäßiges Aussehen, es findet ein ungeordnetes Hinauf- und Hinuntergehen der Kurve statt, wie deutlich aus Tafel II Fig. 9 ersichtlich ist, die einen Tetanus eines Frosches darstellt, dessen Rückenmark zwischen Medulla und unteren Partien durchschnitten war, der also genau so operiert war, wie in meinen vorhin erwähnten Versuchen mit Ausnahme der Durchschneidung der sensiblen Wurzeln. Die Stellen, an denen die Kurve in plötzlicher Weise wieder aufs höchste Niveau springt, scheinen unmittelbar durch Einfluß eines neuen Reizes infolge Wiederreizung von den kontrahierten Muskeln zustande zu kommen. Derartiges Hinauf und Hinab beobachtet man bei den Kurven, die unter Ausschluß von Wiederreizung gewonnen wurden, auch wenn diese ein unregelmäßiges Aussehen haben, nicht, sondern bei diesen bleibt die Kurve entweder auf gleicher Höhe (Tafel I) oder sinkt allmählich und bis zu einem gewissen Grade kontinuierlich (Tafel II Fig. 8) auf die Abszissenachse ab, wodurch sie ein einheitliches Aussehen gewinnt. Das Phänomen der Textfig. 2 schließe ich allerdings aus, da sich dieses ja selten zeigt und außerdem auch regelmäßigerer Natur ist. Eine ebenfalls häufig zu erhaltene Form eines Strychnintetanus zeigt Fig. 10 auf Taf. II, die von einem völlig normalen Strychninfrosch stammt, bei dem also weder Rückenmarkskanal aufgebrochen noch Medulla oder hintere Wurzeln durchtrennt waren. Wir sehen an den Stellen a, b, c, d, an denen die Kurve abzusinken droht, größere Wellen, vor diesen Stellen kleinere von kürzerer Dauer, die sich auch wieder nach diesen Stellen zeigen. Einen derartigen Wechsel zwischen Wellen von kürzerer und längerer Dauer, ein derartiges Hinaufsteigen für mehrere Wellen auf die höchste Höhe finden wir bei den Tetanis mit Ausschluß von Wiederreizung nie, wie Tafel

[1]) F. BUCHANAN, The relation etc. siehe oben.

I deutlich zeigt, sondern für diese Tetani ist es geradezu charakteristisch, daß die Dauer von Wellenberg zu Wellenberg stetig logarithmisch anwächst. Die großen Wellen möchte ich also für „Wiederreizungswellen" halten, hervorgerufen durch das Erschlaffen des Muskels, da im Momente des Erschlaffens, nicht während der Dauerkontraktion, die sensiblen Endapparate gereizt werden. Auf eine „Wiederreizungswelle" folgen dann wieder autonome Wellen. An der Stelle d, wo wir 2 oder 3 Wiederreizungswellen sehen, hatte die autonome Entladung gewissermaßen Zeit, sich länger zu erholen, und so sehen wir auch eine längere Reihe autonomer Wellen folgen. Ferner scheint die Wiederreizung die Tetani durchschnittlich zu verlängern, allerdings dürfen wir uns diese Verlängerung nicht zu groß denken, sondern die größte Wirkung auf die Zeitdauer dürfte vom Individuum abhängen, ferner von der größeren oder kleineren Schädigung des Frosches bei eventuellem Aufbrechen des Rückenmarkskanales. Schaltet man den größten Teil der Berührungsempfindungen, die beim Erschlaffen des Muskels infolge Berührung der Unterlage entstehen, durch Aufhängen des Frosches mittels eines durch den Unterkiefer gezogenen Drahtes aus, so ändert sich Aussehen und Dauer der Tetani nicht. Der Haupsitz der Wiederreizung scheint also, wie Baglioni[1]) angibt, in den Muskeln und besonders in den Gelenken zu sein. Daß Berühren oder Stechen ins Gelenk ein empfindlicher, dagegen Berührung des Muskels gar kein Reiz ist, davon habe ich mich ebenfalls häufig überzeugt.

6. Versuche am normalen Frosch.

Nach Feststellung des obigen Resultates war es wichtig, zu untersuchen, ob nicht beim unvergifteten Frosche mit derselben Methode sich ein etwaiger Entladungsrhythmus nachweisen lasse. Schon Wundt[2]) und Biedermann[3]) und neuerdings Ishikawa[4]) erhalten eine gegenüber der direkten oder indirekten Muskelzuckung gedehnte reflektorische Zuckung, wenn sie das Rückenmark stark ab-

[1]) S. Baglioni, Physiologische Differenzierung usw. siehe oben.

[2]) W. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren. Zweite Abteilung. Über den Reflexvorgang und das Wesen der zentralen Innervation. Stuttgart 1876.

[3]) W. Biedermann, Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes. Pflüger's Arch., Bd. 80, S. 408, 1900.

[4]) H. Ishikawa, Über die scheinbare Bahnung. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 11, S. 154, 1910.

kühlen. Ich habe unter denselben Bedingungen wie bei obigen Versuchen eine Reihe von Versuchen ausgeführt, auch bei bestehender Wiederreizung und erhaltener Medulla, aber niemals einen Rhythmus oder eine beträchlichere Dehnung der Kurve als bei einer nicht reflektorisch hervorgerufenen Zuckung finden können. Nur an der deutlich größeren Latenzzeit war die reflektorische Zuckung zu erkennen. Auch ISHIKAWA erwähnt, daß die größere Dehnung der reflektorischen Zuckung nicht stets zu erhalten ist und also kein entscheidendes Kriterium bildet. Vielleicht sind die Unterschiede am Kapillarelektrometer oder Saitengalvanometer besser zu erhalten.

7. Versuche am Karbolfrosch.

Da infolge Erregbarkeitssteigerung der sensiblen Ganglienzellen durch Strychnin rhythmische Entladungen erhalten werden, so lag es nahe, zu untersuchen, inwieweit eine Modifikation der Entladung herbeigeführt wird, falls die motorischen Ganglienzellen der Vorderhörner in ihrer Erregbarkeit gesteigert werden. Im Phenol und seinen Verbindungen[1]) besitzen wir bekanntlich nach BAGLIONI ein Mittel, diese Erregbarkeitssteigerung der motorischen Ganglienzellen der Vorderhörner herbeizuführen. Einige Versuche zeigten, was BAGLIONI ebenfalls angibt, daß durch direktes Betropfen des Rückenmarkes mit 1,3 oder 0,5prozentiger Karbollösung die sensiblen Hinterhörner abgetötet werden. Ich spritzte daher dem Frosch 1 ccm 1,3 prozentiger Karbollösung in Ringer in den Rückenlymphsack, wartete, bis die bekannten klonischen Zuckungen ausbrachen, teilweise wartete ich den Beginn, teilweise den Höhepunkt dieser Erscheinung ab, dann öffnete ich den Rückenmarkskanal, durchschnitt sämtliche in Betracht kommenden sensiblen Wurzeln beider Seiten, trennte unmittelbar vor den 7. Wurzeln das Rückenmark durch und reizte mit einem einzelnen Induktionsschlag die 9. Wurzel wie bei den obigen Hauptversuchen. Den Muskel hatte ich von der Karbolwirkung ausgespart. Es zeigte sich jedoch keine Veränderung im Ablauf der Zuckung gegenüber einem unter Karbol-

[1]) S. BAGLIONI, Physiologische Differenzierung usw. siehe oben. — Beziehungen zwischen physiologischer Wirkung und chemischer Konstitution. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 3, 1904. — Contributi alla fisiologia generale dei centri nervosi. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 9, 1909.

wirkung stehenden Muskel, was auch Baglioni angibt, so daß ich später diese Vorsichtsmaßregel außer acht ließ. An solchen Präparaten ergab sich ebenfalls kein Unterschied der Zuckung gegenüber der indirekten Zuckung desselben Präparates oder gegenüber der genau auf dieselbe Weise und unter denselben Bedingungen hervorgerufenen reflektorischen Zuckung eines normalen, nicht mit Phenol behandelten Frosches auch bei Trommelgeschwindigkeit von 25 cm pro Sekunde. Taf. II Fig. 13a zeigt eine so erhaltene Zuckung. Eine Andeutung eines Tetanus oder eine Verwandtschaft mit der auf Einzelreiz hervorgerufenen klonischen Zuckung (siehe Tafel II Fig. 12) eines Karbolfrosches, bei welchem nur der Muskel zur Registrierung präpariert ist, der aber im übrigen intakt ist, läßt sich nicht erkennen. Wenn ich nun aber entsprechend meinen obigen Versuchen das Rückenmark mit Strychnin betropfte, so erhielt ich wiederum die bekannten Tetani. Tafel II Fig. 13b zeigt den Anfang des Tetanus eines so behandelten Frosches, der einen ziemlich langsamen Rhythmus aufweist und merkwürdigerweise über 1 Minute dauerte. Vom selben Tier war die vorhergehende Zuckung Taf. II Figur 13a gewonnen, als es noch nicht mit Strychnin vergiftet war. Diese letztere Zuckung kann also nicht durch Ermüdung und Schädigung infolge Aufbrechen des Rückenmarkskanales zu einer einfachen geworden sein, da das Rückenmark bei nachträglicher Strychninvergiftung sich noch sehr leistungsfähig zeigte, sondern Steigerung der Erregbarkeit der motorischen Ganglienzellen scheint zu keiner länger dauernden oder rhythmischen, am Muskel sichtbar werdenden Entladung zu führen.

Zum Schlusse möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Verworn, meinen wärmsten Dank aussprechen nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für den hohen idealen Geist, mit dem ich im Banne seiner Person, seiner Werke und seines Institutes stets erfüllt wurde. Ferner schulde ich vielen Dank Herrn Prof. Fröhlich und Herrn Dr. Vészi für ihre stets bereite Unterstützung.

Zusammenfassung.

1. Infolge Erregbarkeitssteigerung der sensiblen Ganglienzelle der Hinterhörner des Froschrückenmarkes durch Strychnin entladet sich die Ganglienzelle unter Ausschluß jeder Wiederreizung auf Einzelreiz rhythmisch intermittierend.

2. Dieser autonome Rhythmus beträgt bei einer Temperatur von ca. 17° C 8—10 Stöße in der Sekunde, seine Dauer im Durchschnitt etwa 10 Sekunden.

3. Die Dauer zwischen den Einzelstößen wächst von Anfang bis gegen Ende stetig und zwar logarithmisch an.

4. Doch zeigt sich häufig nach dem ersten Stoße oder den 2 bis 3 ersten Stößen eine relativ längere Pause von zirka $^1/_2$ Sekunde, bis der Impuls in seiner Gesamtheit erscheint, was Veranlassung zur Bildung der „Nase“ ergibt.

5. Bei Ermüdung nehmen die einzelnen rhythmischen Impulse an Dauer und Stoßzahl ab, die Pausen zwischen den einzelnen Stößen verlängern sich immer mehr und zwar vom ersten Stoße des Einzelimpulses ab, bis schließlich eine Einzelzuckung erscheint. Diese Einzelzuckung ist stets bedeutend höher als die durch einen Einzelinduktionsschlag vom Nerven oder Muskel aus hervorgerufene maximale Zuckung. Sie erscheint noch nach oft wiederholter Reizung in derselben Höhe wie der unermüdete Impuls, um plötzlich rapide an Höhe abzunehmen und ganz zu verschwinden. Ebenfalls verschwindet die „Nase“ bei Ermüdung.

6. Nach Einschaltung einer längeren Pause werden die Impulse wieder wie vor der Ermüdung, die Ganglienzelle erholt sich.

7. Beim nicht durch Strychnin in seiner Erregbarkeit gesteigerten Frosche ruft ein Einzelinduktionsschlag keine rhythmischen Reflexzuckungen hervor, das gleiche gilt von Fröschen, bei denen die Erregbarkeit der Vorderhörner durch Benzolderivate gesteigert ist, dagegen tritt der obige Rhythmus wieder auf, wenn man nachträglich noch Strychnin anwendet.

8. Die bei Strychninvergiftung hervorgerufenen Krämpfe beruhen im wesentlichen auf autonomen, rhythmischen Entladungen der Ganglienzellen, gegen Ende jedoch wird der Krampf durch Wiederreizung von den Sehnen und Gelenken der krampfbefallenen Muskeln her verlängert.

Erklärung der Abbildungen zu Tafel I u. II.

Bei allen Figuren bedeutet, wenn nicht noch Besonderes bemerkt ist, die untere Linie die Zeit, die darauffolgende gibt den Reizmoment von der 9., die darauffolgende den Reizmoment von der 8. hinteren linken Wurzel, die oberste Linie gibt die Zuckung des Musculus gastrocnemius bei etwa 6facher Vergrößerung wieder. Reizung durch Einzelinduktionsöffnungsschlag bei 500—400 mm Rollenabstand. Temperatur ca. 17° C.

Tafel I. (Auf die Hälfte verkleinert.)

Fig. 1, 2, 3. Zeit in $^1/_5$ Sekunden. Zwischen Fig. 1 u. 2 ca. 30 Sekunden Pause, Fig. 3 folgt auf Fig. 2, wie die Zeitskala angibt. Innerhalb jedes Impulses ist das stetige Anwachsen der Zeit zwischen den Einzelstößen zu sehen, ferner bei jedem folgenden, daß diese Zeit auch zwischen den beiden ersten Wellen bereits gewachsen ist. Von Fig. 1 wurde Textfig. 1 gewonnen.

Fig. 4 zeigt eine doppelte Ermüdungsreihe nebst Erholung. Zeit in Sekunden. Nach dem ersten Einzelschlag (Kreuz) ca. 50 Sekunden Pause.

Fig. 5. Dasselbe Tier wie Fig. 4. Sitz der Ermüdung. Die 9. Wurzel zeigt sich ermüdet, während die 8. noch unermüdet ist. Plötzliches Ausbleiben der Einzelzuckung. Zeit in Sekunden.

Fig. 6. „Nasenbildung“ mit nachfolgender Summation des Muskels. Zeit in $^1/_5$ Sekunden.

Fig. 7. Allmähliche Entwicklung der Dauer zwischen den einzelnen Stößen, die zwischen den beiden letzten Stoßen, von Wellenberg zu Wellenberg gemessen, den extremen Wert von 1 Sekunde annimmt. Zeit in $^1/_5$ Sekunden.

Tafel II. (Nicht verkleinert.)

Fig. 8. Einer der unregelmäßigsten Tetani bei Ausschluß von Wiederreizung, also ohne Medulla. Zeit in Sekunden.

Fig. 9. Unregelmäßiger Tetanus mit Wiederreizung, aber auch ohne Medulla. Das Hinauf zur ursprünglichen Höhe zeigt Wiederreizung an. Zeit in Sekunden.

Fig. 10. Häufige Form eines regelmäßig aussehenden Tetanus eines Frosches, der, abgesehen von Strychninvergiftung und Präparation des Musculus gastrocnemius, intakt war. An den Stellen a, b, c, d scheint Wiederreizung einzusetzen. Zeit in Sekunden.

Fig. 11. Tetanus bei Ausschluß von Wiederreizung. Anfang der Strychninwirkung, daher großer zeitlicher Abstand (über 1 Sekunde) zwischen „Nase“, die aus 2 Stößen besteht, und dem Hauptteil des Tetanus. „Nase“ beim 2. Impuls verschwunden. Zwischen 1. und 2. Impuls ca. 50 Sekunden Pause. Zeit in Sekunden.

Fig. 12. Gewöhnliche klonische Zuckung des Gastrocnemius eines phenolvergifteten Frosches auf Einzelinduktionsschlag vom Nervus brachialis aus. Zeit in $^1/_5$ Sekunden.

Fig. 13. Rückenmark vor 7. hinterer Wurzel durchschnitten nach Phenolvergiftung, ferner 7., 8., 9., 10. hintere Wurzel beiderseits durchtrennt, Reizung durch Einzelinduktionsöffnungsschlag von 9. Wurzel aus. Zwischen erster und zweiter Zuckung wurde Strychnin auf das Rückenmark getropft. Der zweite Tetanus dauert weiter über 1 Minute. Zeit in Sekunden.

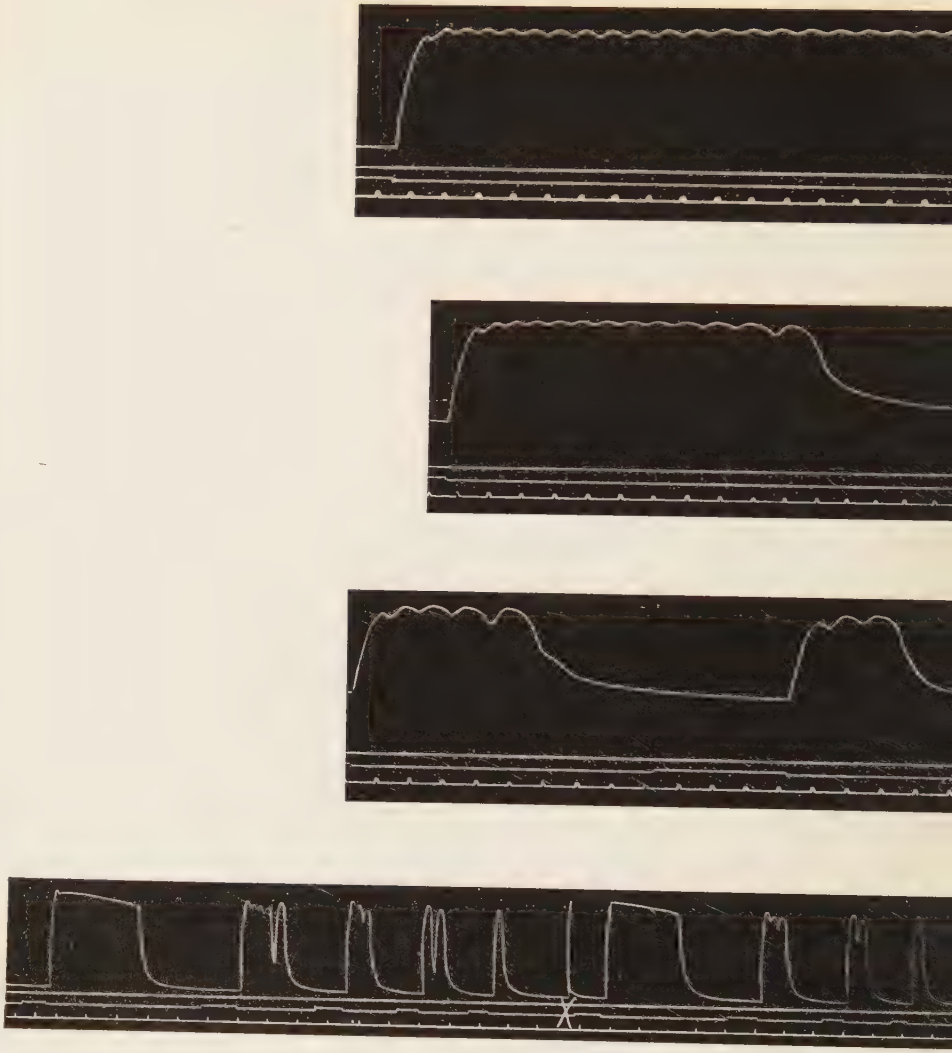


Fig. 4.

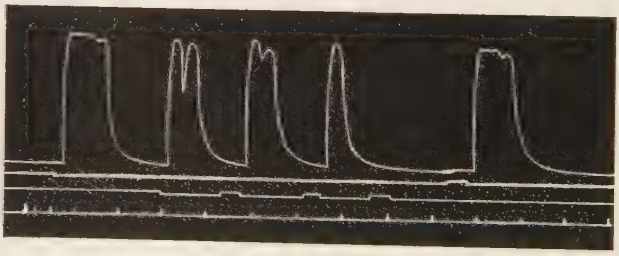


Fig. 5.

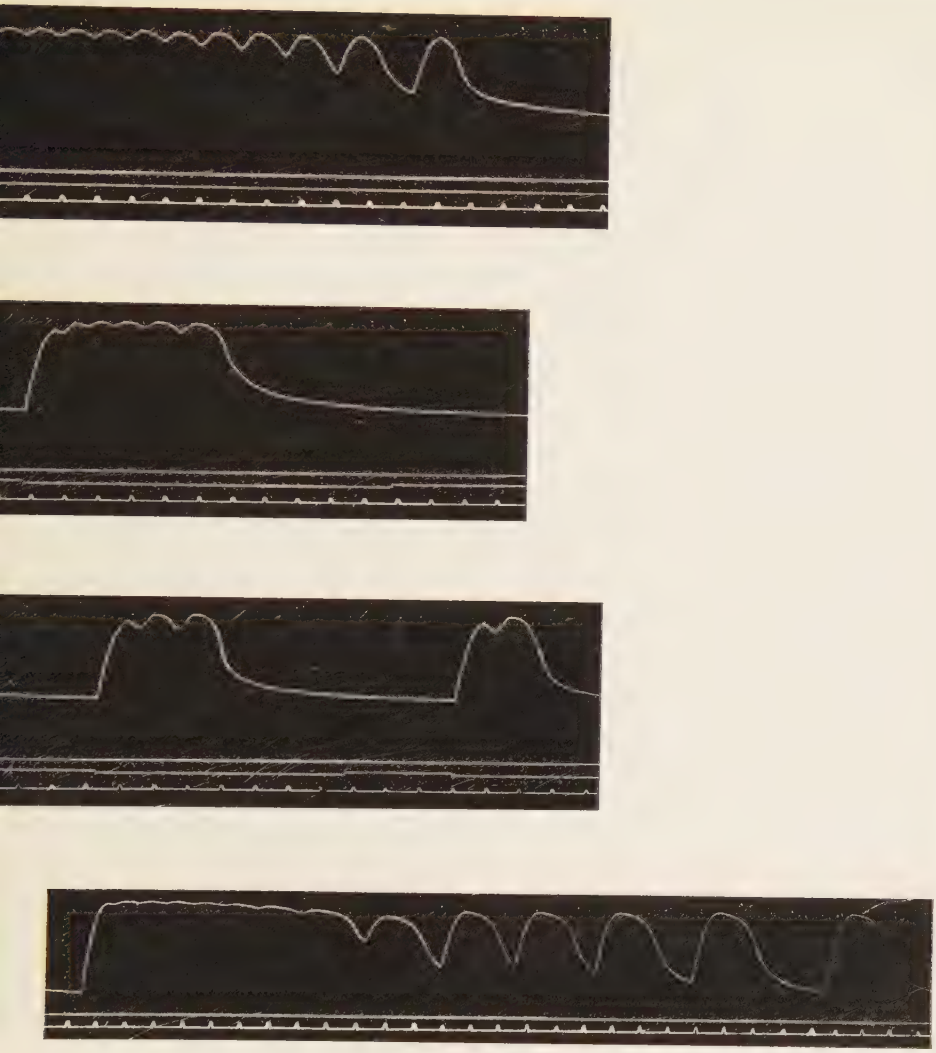


Fig. 7.

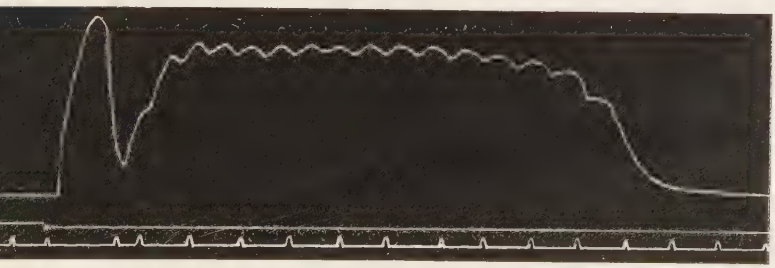


Fig. 6.

er in Jena.

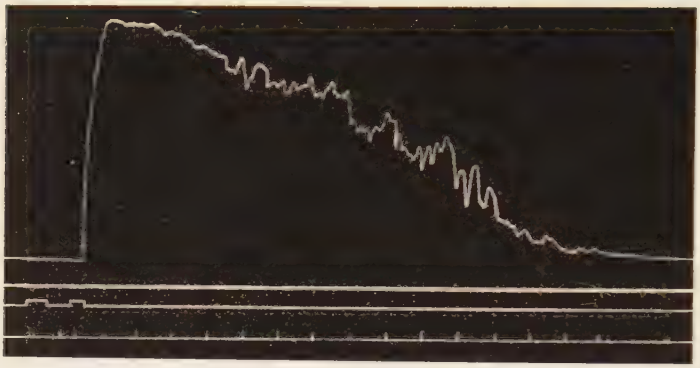


Fig. 8.

Fig. 10.

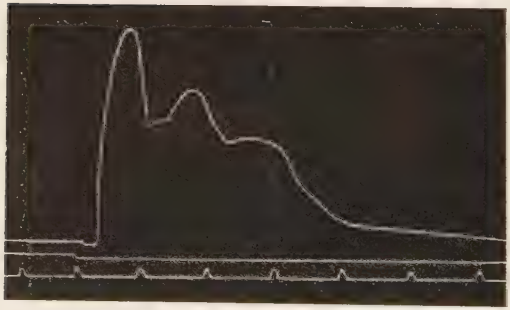


Fig. 12.

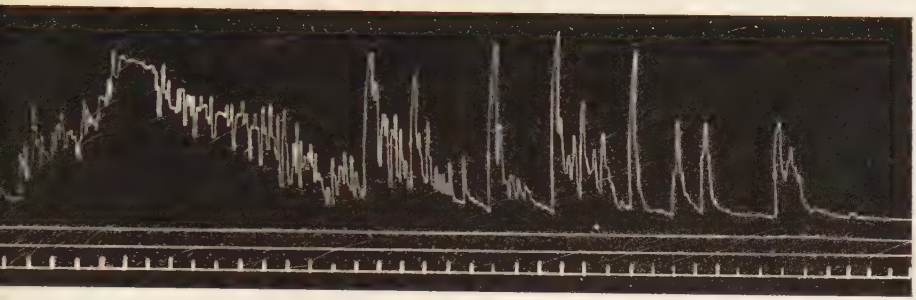
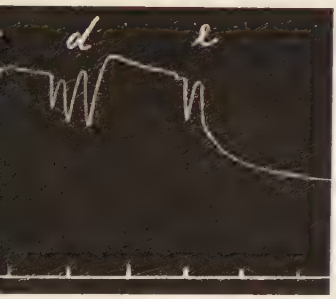


Fig. 9.



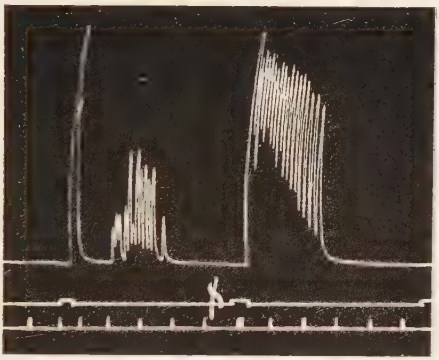


Fig. 11.

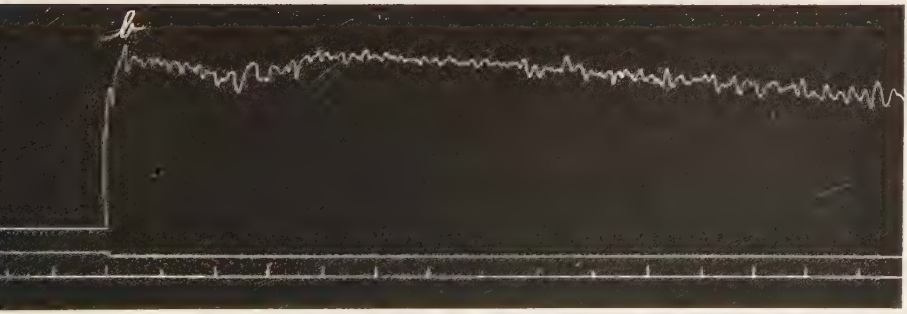


Fig. 13.

scher in Jena.

Lebenslauf.

Ich, Franz Friedrich Hieronymus Henkel, Sohn des Kaufmanns Fritz Henkel und dessen Ehefrau Amalie geb. Gerlach, katholischer Konfession, wurde geboren am 12. Januar 1884 zu Hilkerode (Untereichsfeld), besuchte die Volksschule meines Heimatortes, die Rektoratsschule zu Duderstadt und das Gymnasium Josephinum zu Hildesheim, wo ich Ostern 1904 das Reifezeugnis erhielt. Nach Absolvierung des Militärjahres studierte ich an der technischen Hochschule zu Braunschweig, an den Universitäten München, Berlin und Göttingen Mathematik und Naturwissenschaften und legte am 26. Februar 1910 in Göttingen die Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen ab. In den höheren Schuldienst getreten leistete ich das Seminarjahr am Kaiser-Wilhelm-Gymnasium zu Hannover ab unter weiterem Studium an der dortigen tierärztlichen Hochschule, das Probejahr absolvierte ich am Realgymnasium zu Quakenbrück, woselbst ich nach erteiltem Anstellungsfähigkeitszeugnis noch als wissenschaftlicher Hilfslehrer tätig bin. Ich hörte die Vorlesungen der Professoren: Schwarz, Frobenius, Klein, Röntgen, Drude, Wehnelt, Planck, Voigt, Goebel, Schwendener, Engler, Ascherson, Berthold, Peter, F. E. Schulze, O. Hertwig, Ehlers, Stumpf, Tereg, Engelmann und Verworn.

Herrn Geheimrat Spengel spreche ich für die freundliche Übernahme des Referates über vorstehende Arbeit meinen besten Dank aus.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.